昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, November 2010, 53(11): 1287 - 1294 ISSN 0454-6296

大分舌蜂营巢生物学

赵延会[1,2]，丁 亮[2]，袁 峰[2]，张彦周[2]，图立红[1]，朱朝东[2,*]
(1. 首都师范大学生命科学学院，北京 100049；2. 中国科学院动物研究所动物进化与系统学院级重点实验室，北京 100080)

摘要：于 2009 和 2010 年对广东河源大分舌蜂 *Colletes gigas* 的巢穴结构及生物学习性进行了初步研究。对分布在同一区域大分舌蜂的巢穴进行了挖掘，详细记录了两个巢穴的结构；挖出的卵、幼虫及蛹的形态进行了解剖镜和电镜观察，并做了简要描述。另外，还通过分子及形态学方法对与大分舌蜂共用筑巢场所的另一种分舌蜂进行了鉴定。研究发现大分舌蜂喜欢在沙土中筑巢，并且有集中筑巢的习性。大分舌蜂的巢穴由一条主道和几条虫室道组成，虫室建在主道及各个虫室道的末端。大分舌蜂往年的巢穴可以被翌年羽化的大分舌蜂再次利用，沿主道重新建造自己的虫室道或扩展原有的虫室道。大分舌蜂在中国南方专性取食山茶科植物尤其是油茶的花粉及花蜜，蜂粮由于花蜜含量较多而呈液体状。通过进一步比较 COI 与 28S D2 区数据，甄别出同一巢区中还存在另一种分舌蜂属物种，表明大分舌蜂可以与另一种分舌蜂 *Colletes* sp. 共用筑巢场所。

关键词：分舌蜂科；大分舌蜂；营巢生物学；DNA 分类学；形态
中图分类号：Q969 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2010)11-1287-08

Nesting biology of *Colletes gigas* Cockerell (Hymenoptera: Colletidae)

ZHAO Yan-Hui[1,2], DING Liang[2], YUAN Feng[2], ZHANG Yan-Zhou[2], TU Li-Hong[1], ZHU Chao-Dong[2,*]
(1. College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China; 2. Key Laboratory of Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: In 2009 and 2010, the nest and cell structures and behavior of the *Colletes gigas* were studied in Guangdong province, China. We excavated some nests of the species aggregating in one place, and had a detailed description of two nests' structure. We also observed and described the external morphology of the egg, larva and pupa of the species using scanning electron microscopy and light microscope. In addition, through using molecular and morphology methods, we identified another species of the genus *Colletes*, whose nest are found beside the nests of *C. gigas*. We found that *C. gigas* likes to construct nests in soil mixed with sand, and the nests often distribute in an aggregation. The nests consist of a main burrow and some lateral ones, each of which ends with a single cell. The abandoned nests of *C. gigas* can be reused by the female of the next generation, which constructs its new lateral burrows or expands the old ones. *C. gigas* feeds obligately on some species of the family Theaceae in Southern China, especially *Camellia oleifera*. The food mass of *C. gigas* contains a high proportion of nectar, liquid and even water. In addition, both the COI and 28S D2 data confirmed that the *C. gigas* can share nest habitat with another *Colletes species*.

Key words: Colletidae; *Colletes gigas*; nesting biology; DNA taxonomy; morphology

分舌蜂科(Colletidae)是蜜蜂总科(Apoidea)中比较原始的类群，世界范围内共有 56 属(Michener, 2007)。我国仅记录了分舌蜂属 *Colletes* Latreille 和叶舌蜂属 *Hylaeus* Fabricius 2 属(吴燕如，1965)。其中分舌蜂属分布很广，除澳大利亚外世界各地均有分布(Michener, 2007)。分舌蜂属所独有的一个分类特征是第二回脉后部明显向外弯曲(Michener, 2007)。世界已知分舌蜂属 700 余种(Kuhlmann, 2009)；中国已记录 32 种，估计约 100 种(吴燕如，个人通讯)。

分舌蜂科物种的舌端部较宽、分成两叶(图版Ⅰ：1)，这种结构与建造虫室密切相关。分舌蜂虫室内有玻璃纸状的膜包裹蜂粮，这种膜具有防水保湿的功能，与其他土壤筑巢的蜜蜂种类如地蜂 *Andrena* sp. 等有明显的差异(丁亮等，2007)。腹部杜氏腺分泌物和胸部唾液腺分泌物是虫室膜的组成

基金项目：国家自然科学基金项目(30870268)；国家自然科学基金特殊学科点项目(J0930004)
作者简介：赵延会，男，研究方向为蜜蜂分类学与行为生态学，E-mail: zhaoyh44@gmail.com
* 通讯作者 Corresponding author, Tel.: 010-64807085; E-mail: zhucd@ioz.ac.cn
收稿日期 Received: 2010-03-15；接受日期 Accepted: 2010-10-13

部分(Albans *et al*., 1980; Batra, 1980; Cane, 1981)。分舌蜂用舌将唾液腺分泌物连同杜氏腺分泌物混合在一起涂在挖掘好的虫室内壁上，2 种液体分泌物混合后可变为固态，从而形成玻璃纸状的膜(Albans *et al*., 1980; Torchio *et al*., 1988; Michener, 2007)。

到目前为止，世界上大约仅有 21 种分舌蜂属物种的巢穴得到了研究(表 1)。我国至今还未见对分舌蜂巢穴进行研究的报道。大分舌蜂 *Colletes gigas* Cockerell 是古北区个体最大的一种分舌蜂，雌性体长 2.3 cm 左右，模式产地福建福州，是中国特有种，其主要分布在我国的福建、湖北、贵州和广东等地。本文围绕在广东发现的大分舌蜂的营巢生物学、行为学和形态学进行了研究。另外，我们还对在同一巢区另外巢穴发现的另一种分舌蜂进行了简要的分子与形态的研究。

表 1 世界上对分舌蜂营巢生物学已有研究的种类

Table 1 The species of the genus *Colletes* with their nesting biology reported

分布地区 Distribution	种类 Species	参考文献 References
古北界 Palaearctic realm	*C. cunicularius*, *C. daviesana*, *C. esakii*, *C. succinctus*	Mayet, 1875; Blair, 1920; Noskiewicz, 1936; Matsuno *et al*., 2009
东洋界 Oriental realm	*C. nursei*	Grewal *et al*., 1970
新北界 Nearctic realm	*C. ciliatoides*, *C. compactus*, *C. inaequalis*, *C. kincaidii*, *C. stepheni*, *C. thoracicus*, *C. validus*, *C.* sp.	Stephen, 1954; Hurd and Powell, 1958; Torchio, 1965; Rozen and Favreau, 1968; Batra and Schuster, 1977; Rajotte, 1979; Batra, 1980; Torchio *et al*., 1988
新热带界 Neotropical realm	*C. auraucariae*, *C. bicolor*, *C. ciliates*, *C. cyanescens*, *C. kerri*, *C. michenerianus*, *C. musculus*, *C. rugicolus*	Claude-Joseph, 1926; Michener and Lange, 1957; Michener *et al*., 1958

1 材料与方法

2009 年 11 月初，在广东省河源市东源县流石村(24.19379°N, 114.97561°E, 海拔 158 m)发现一处分舌蜂的筑巢场所，随后对其中 4 个巢穴进行挖掘与解剖，对巢穴结构及大分舌蜂生物学习性进行观察研究，详细记录了 2 个巢穴的结构数据，并收集了虫室中的卵、幼虫、蛹及成虫。2010 年 5 月中旬，又对同一位置的巢穴进行挖掘，收集到了分舌蜂的成熟幼虫。野外采集到分舌蜂的卵、幼虫、蛹及成虫带回实验室进一步进行分子鉴定与形态学研究。

1.1 野外巢穴解剖与测量

先在巢的一侧用镐等工具剖出巢穴纵切面，用小标签对巢穴重要结构进行标记(拐弯、巢室位置)，并用卷尺、游标卡尺等工具测量巢穴各部分直径、长度等数据。由于设备所限，各种角度数据无法当时获得。用带有水平校正的照相机(Ricoh GX-200)将巢穴各部分、各角度及整体结构进行拍摄存档，回到实验室在电脑上对数码照片进行角度测量。各个蛹室及挖出的各虫态的分舌蜂分别用 75% 酒精于冻存管中单独浸泡，做好标签。

1.2 DNA 片段的提取、扩增、测序与数据处理

1.2.1 总 DNA 提取：未定种分舌蜂幼虫 1 头，取体壁肌肉；大分舌蜂成虫 1 头，取中足肌肉；99.9% 分析纯酒精浸泡保存备用。使用 DNAeasy Tissue Kit (QIAGEN)试剂盒，提取总 DNA，-20℃保存备用。

1.2.2 引物序列与 PCR 扩增：PCR 扩增 COI 和 28S D2 区片段，引物为通用引物。COI 引物序列分别为：LCO1490：5′-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3′，HCO2198：5′-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3′(Folmer *et al*., 1994)。PCR 扩增反应程序为：95℃预变性 2 min；95℃变性 30 s，53℃退火 45 s，72℃延伸 1 min，循环 35 次；循环结束后在 72℃延伸 4 min。28S D2 区引物序列分别为：D2-3549F：5′-AGTCGTGTTGCTTGATAGTGCAG-3′；D2-4068R：5′-TTGGTCCGTGTTTCAAGACGGG-3′(Campbell *et al*., 1993)。PCR 扩增反应程序为：95℃预变性 2 min；95℃变性 30 s，58℃退火 45 s，72℃延伸 1 min，循环 35 次；循环结束后在 72℃延伸 4 min。PCR 产物经过琼脂糖凝胶电泳检测后送北京中科希林生物工程有限公司测序。

1.2.3 数据处理：利用 BioEdit 软件（Hall，1999）对所测回的序列与 GenBank（http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/）上获取的蜜蜂总科其他同源序列进行 BLAST 分析（http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi）、排序、比对。基于 Kimura（1980）两参数，采用 Mega 4.0 计算不同序列间的碱基变异位点、简约信息位点以及遗传距离。

1.3 形态学观察与记录

对于获得的大分舌蜂的卵与蛹，在 Nikon SMZ1500 体视镜下通过相机转接筒，用单反数码相机（Canon EOS400D + EF100mm/F2.8）多景深逐层拍照，并利用 Helicon Focus 软件对所拍摄的各层图片进行叠加还原，并进行形态学测量与描述。用 FEI 公司的 Quanta 200 FEG 场发射环境扫描电子显微镜对幼虫形态特征进行观察与拍照。

2 结果

2.1 大分舌蜂筑巢场所的选择

巢穴集中分布在山脚下朝北一个内凹的土壁上（图版Ⅰ：2，3），土壁高约 1 m。土壁附近地面上也有零星巢穴分布。在土壁上约 4 m^2 的范围内集中分布 50～60 个巢口。巢口间的距离变化较大，最小巢间距为 1.5 cm。土壁主要由粗沙粒与红土组成，潮湿坚硬，没有植物生长，内部也没有植物根系分布。土壁周围被植物郁闭，几乎全天都没有阳光直射巢口。巢区在油茶林边缘，距油茶林约10 m。

2.2 大分舌蜂生物学习性

大分舌蜂在广东 10 月末到 11 月初羽化，稍早于当地油茶 *Camellia oleifera* 的花期。虽然同期开花的还有其他植物，但大分舌蜂在当地只专一访问油茶。2007 年在湖南长沙观察到大分舌蜂在访问油茶的同时还访问其他山茶科（Theaceae）植物。

大分舌蜂有明显的雄性先熟现象。在所挖虫室中共发现了 18 头雌蜂与 13 头雄蜂，其中 12 头雌蜂处于蛹期，6 头完成羽化；而 13 头雄蜂则已经全部羽化为成虫。一小部分雄性大分舌蜂会在巢穴附近活动，等待新羽化的雌性一出洞就进行交配。大部分雄性大分舌蜂一般会集中停栖在巢穴附近油茶树的顶部，等待雌蜂飞过时迅速起飞进行拦截，飞行速度快。

大分舌蜂经常利用往年巢穴主道建造自己的巢室。在所解剖的 2 个巢穴中，A 巢至少包含 2 个世代的虫室，有 2 年前建造现已废弃的老旧虫室和去年建造的新鲜虫室。B 巢内至少有 3 个世代的虫室同时存在。其中有废弃 2 年或 2 年以上的老旧虫室；有 1 年前建造的虫室，大分舌蜂已经羽化或蛹即将羽化；另外还有当年建好，内含低龄幼虫的虫室，幼虫将在翌年成熟、羽化。

2.3 大分舌蜂巢穴结构

两个经详细解剖的大分舌蜂巢穴结构复原图见图版Ⅰ（4）。巢穴的主道长约 70 cm，巢口直径约 1.4 cm，主道直径约 1.1 cm。巢口向内主道与水平面呈 45°向下延伸约 27 cm；其后约 40 cm，主道几乎水平延伸，后部稍向下倾斜；主道最后约 5 cm 与水平面的倾角较大，呈 60°向下弯折，主道末端建有一个虫室。虫室只分布在主道水平部分的两侧斜下方，由虫室道与主道相连；虫室道与主道水平面竖直方向夹角约 60°，与主道纵截面竖直方向夹角约 30°（图版Ⅰ：5）。虫室道长度约 6 cm，直径与主道相同。每个虫室道末端连接一个虫室，几乎分布在同一水平面上，虫室道被土填塞。解剖的 2 个巢穴中的虫室分别为 A 巢 12 个，B 巢 9 个。

2.4 大分舌蜂虫室内容物

A 和 B 两个巢穴各虫室内容物详细信息见表 2。Cell-1 是巢穴最内部的虫室，Cell-9 和 Cell-12 分别为 2 个巢穴离巢口最近的虫室。A 巢共 12 个虫室，其中有 2 个虫室历史超过 2 年现废弃；1 个为当年新建造的虫室，其中贮满蜂粮，幼虫已经开始发育，尚处低龄（由于没有妥善保存，幼虫带回实验室已经霉变，无法进一步观察实验）；其余 9 个虫室均为去年建造的虫室，2 个虫室内的成蜂已经离巢，尚未离巢的个体雌雄比例为 2/5。B 巢共 9 个虫室，其中有 1 个虫室历史超过 2 年已废弃；没有当年新建造的巢室；其余 8 个虫室均为去年建造的巢室，1 个虫室内的成蜂已经离巢，尚未离巢的个体雌雄比例为 5/2。两个巢中所有的雄性均已羽化，而雌性还有一部分尚未羽化，雌性蛹与成虫比例为 3/4。种群的世代发育历期并非同步，同一世代中，在多数个体尚未离巢的时间，已经有离巢并完成交配与筑巢，甚至完成产卵的个体出现。

2.5 大分舌蜂虫室结构

大分舌蜂的虫室由玻璃纸状的外膜包被（图版Ⅰ：6）。外膜共 2 层，膜之间由一些细的丝状物质连接，在内膜端部约 1/3 处由 3 层膜将虫室封闭，虫室未封闭的部分及虫室道被土填充（图版Ⅰ：7）。

表 2 本研究调查的 A 与 B 两巢中各蛹室内容物

Table 2 Contents in every cell in two nests A and B surveyed in this study

蛹室编号 Cell no.	A 巢 Nest A	B 巢 Nest B
Cell-1	成蜂当年离巢 The bee left the cell this year	成蜂当年离巢 The bee left the cell this year
Cell-2	废弃旧巢 Abandoned cell	成蜂，♂ Adult male
Cell-3	成蜂，♂ Adult male	成蜂，♀ Adult female
Cell-4	蛹，♀ Female pupa	成蜂，♀ Adult female
Cell-5	成蜂，♂ Adult male	蛹，♀ Female pupa
Cell-6	成蜂，♂ Adult male	成蜂，♀ Adult female
Cell-7	成蜂，♂ Adult male	废弃旧巢 Abandoned cell
Cell-8	成蜂当年离巢 The bee left the cell this year	成蜂，♀ Adult female
Cell-9	新一代幼虫 Next generation larva	成蜂，♂ Adult male
Cell-10	蛹，♀ Female pupa	
Cell-11	成蜂，♂ Adult male	
Cell-12	废弃旧巢 Abandoned cell	

在两次挖掘中我们都发现大分舌蜂虫室大小有 2 种类型，一种类型个体较大（高 1.9 cm，直径 1.2 cm（$n=6$）），另一种类型个体较小（高 1.4 cm，直径1.1 cm（$n=7$））。较大虫室中第 1 次挖出的蛹及成虫均为雌性，第 2 次挖出的幼虫个体较大；较小虫室中第 1 次挖出的成虫为雄性，第 2 次挖出的幼虫个体较小。由此我们可以判断大型虫室中个体较大的幼虫将发育成雌性成虫，而小型虫室中个体较小的幼虫将发育成雄性成虫。

由于所含花蜜的比例很高，蜂粮呈黄色黏稠液体状。在有老熟幼虫、蛹及尚未离巢成虫的虫室中可以发现大分舌蜂幼虫期排出的褐色粪便集中在整个虫室的内壁上。由于分舌蜂不做茧，这些粪便可以代替茧起到保护的作用（Rozen，1984；Almeida，2008）。

解剖 A 和 B 2 个大分舌蜂巢穴的过程中，在 B 巢左侧还发现 1 个特殊的巢穴，其巢穴结构与大分舌蜂很相似，但虫室结构却与大分舌蜂有明显的差异。在每个虫室道末端有两连在一起的虫室（图版Ⅰ：8）。虫室直径 0.8 cm，总长 2.6 cm。其中第 1 个虫室底部为圆形上部平截，长 1.3 cm；第 2 个虫室两端均平截，长 1.0 cm；突出的膜长 0.3 cm。在每个虫室内各有一个老熟幼虫。由于该巢穴中物种的虫室结构与大分舌蜂有明显区别，生活史与大分舌蜂也并不完全同步，因此我们猜测巢中的幼虫可能是一种分舌蜂的盗寄生蜂，或为分舌蜂属的另一种蜜蜂。我们通过 DNA 片段序列比对与幼虫形态学信息对上述假设进行验证。

2.6 DNA 片段序列分析

经过 BLAST 比对，截止到 2010 年 9 月 16 日，待定名种在 GenBank 中的同源序列，除未定到属及以下阶元物种的序列外，与 COI 最接近的前 119 条均为分舌蜂属中物种的序列，与 28S D2 区最接近的前 75 条也均为分舌蜂属中物种的序列。

以 GenBank 现有 2 种分舌蜂，*C. inaequal*（FJ582203）和 *C. simulans*（FJ582205）为例，我们对待定名种的基因信息进行了分析。本研究所测得的 2 条 COI 基因片段（NCBI 登陆号 *Colletes gigas*：HQ258921；待定名种 *Colletes* sp.：HQ258922）与现有 2 种 2 条 COI 基因序列进行比对，共有 608 个位点，没有缺失和插入。其中有 87 个变异位点，占总位点数的14.3%，18 个简约信息位点，占总变异位点的20.7%。A，T，G 和 C 碱基的平均含量分别为 31.7%，45.5%，10.8% 和 12.1%；表现出明显的 A+T 含量（77.2%）偏异，特别是第 3 密码子 A+T 含量达88.7%，与典型的昆虫线粒体 DNA 碱基组成一致（Liu and Beckenbach，1992）。

大分舌蜂和待定名种 *Colletes* sp. 之间的遗传距离为 9.52%。综合 GenBank 下载的 2 种分舌蜂，4 条序列间遗传距离最小是 6.94%（2 条测得序列和 *C. simulans* 之间相等），最大是 10.73% *C. gigas* 和 *C. inaequal*之间，平均遗传距离为 8.60%。

对 28S D2 区基因片段的分析结果与 COI 的上述结果基本相似，共有 18 个变异位点，大分舌蜂与待定名种遗传距离为3.15%，差异显著。2 条提取序列

NCBI 登录号 *Colletes gigas* 为：HQ258923；待定名种 *Colletes* sp. 为：HQ258924。在进化速率远慢于线粒体的核基因片断也验证了线粒体片段的比较结果。

2.7　大分舌蜂卵的形态(图版Ⅰ：9)

卵在与 A、B 巢同一巢区的其他巢穴中获得，在 A、B 巢中均未发现蜂卵。卵为长卵圆形，长 2.7 mm，最宽处直径 0.7 mm，白色，卵壳膜状，光滑闪光。

2.8　大分舌蜂幼虫的形态(图版Ⅰ：10，11)

五月中旬大分舌蜂处于成熟幼虫的排粪期，部分雄性个体已完成排粪，但没有发现排粪完毕的雌性。排粪前的成熟幼虫体深色，排粪后则呈白色半透明状。由于幼虫排粪前与排粪后形态相似，而排粪后的某些结构特征更加明显，所以下面仅对排粪后的幼虫进行描述。

雌性体长 1.5 cm（n = 5），雄性体长 1.1 cm（n = 4）。体粗肥，半透明状，表皮白色，光滑；头宽大于长；触角乳突退化；上唇前缘分成两叶；上唇瘤突伸长，端部圆；上颚外侧光滑，无瘤突或刚毛；上颚端部呈锯齿状；下颚须伸长，端部圆；下唇的前颏与后颏区分明显；下唇须伸长，几乎与下颚须等大；体节节间沟深，节内沟不明显；体节背外侧瘤突圆形，宽大，向下几乎延伸到气孔的位置；腹部第 10 节无明显的脊或沟，背侧与第 9 节相连。

待定名分舌蜂体型较小，体长 0.8 cm（n = 2）(图版Ⅰ：12)。其形态特征符合分舌蜂属的属征，与大分舌蜂类似。2 种分舌蜂间一个较明显的区别为上颚形态，大分舌蜂上颚长度是基部宽度的 5 倍左右(图版Ⅰ：13)，而待定名分舌蜂上颚长度仅为基部宽度的 3 倍左右(图版Ⅰ：14)。

2.9　大分舌蜂蛹的形态(图版Ⅰ：15)

雌性蛹长 1.5 cm。即将羽化，黑色，翅芽、前足、腹端生殖节白色透明，舌、中足、后足黄白色透明，6 条足各节交接处呈黑色，各腹部背板基部与端缘污黄色，小盾片棕黄色。头部上颚下部的颊区上有 1 对小的瘤突；前胸侧角延伸成刺；前胸后叶有较明显的突起；小盾片上有 1 对大的瘤突；后胸盾片中部有 1 个瘤突，小于小盾片瘤突；各足基节与转节内侧端部分别有 1 个刺；前足与中足腿节基部有 1 个刺，后足腿节无刺；各足胫节端部有 1 个刺。

3　讨论

3.1　分舌蜂属的巢穴与虫室结构

分舌蜂的巢穴结构一般是由一个主道和一些与主道直接相连的虫室道组成，但有的种类在一个巢穴内只建一个虫室，因此没有分支(Torchio，1965；Stephen *et al.*，1969)。一般情况下，土中筑巢蜜蜂在巢穴的每个虫室道内只做 1 个虫室(Stephen *et al.*，1969)，但像我们挖到的另一种分舌蜂虫室一样，分舌蜂属中也存在同一个虫室道内有 2 到多个虫室的情况(Claude-joseph，1926；Michener and Lange，1957；Michener，2007)。大分舌蜂巢穴主道的中后部几乎是水平的，虫室也建在这部分的两侧，因此大分舌蜂主道与虫室道的虫室都几乎分布在同一平面上。而其他种类如 *C. thoracicus* 与 *C. validus* 的主道几乎都是垂直的，虫室也是垂直分布在不同的平面上(Rajotte，1979；Batra，1980)。这些差异可能是由于大分舌蜂建巢于直壁上，而上述 2 种则是建巢于水平地面上的结果。

大分舌蜂雌性成虫个体要远大于雄性，这种差异也同样体现在雌性与雄性在虫室及幼虫大小上的差异。这种各个性状在性别上的差异在其他分舌蜂属物种中也有过报道(Rooijakkers and Sommeijer，2009)。研究还发现雌性虫室中的蜂粮也比雄性多，因此可以提供更多的食物供其发育成较大的个体。由于较大的虫室需要的空间更大，因此大分舌蜂在挖掘巢穴前就应该已经确定该虫室中将产何种性别的卵(Rooijakkers and Sommeijer，2009)，这对其在雌性与雄性后代进行相应合理的投入有重要意义。

地栖蜜蜂的蜂粮大都呈固体的花粉球状，而分舌蜂属物种的蜂粮花蜜比例大，呈液体状，并且分舌蜂进化出由自身分泌物形成的防水膜状物与其相适应(Michener，2007；Almeida，2008)。大分舌蜂幼虫的蜂粮需要大量的花蜜，而其专一访问的油茶能够分泌大量的花蜜满足其需求，并且大分舌蜂也对油茶蜜中毒性的生物碱有免疫作用，这些互相适应可能是大分舌蜂与油茶之间长期协同进化的结果。

3.2　大分舌蜂的营巢生物学

大分舌蜂是独栖性蜜蜂，但像分舌蜂属其他一些种类一样有集中筑巢的习性(Stephen *et al.*，1969；Torchio *et al.*，1988；Michener，2007)。Michener（1953）、Michener 和 Lange（1958）与 Stephen 等（1969）认为这种集中性筑巢是蜜蜂由独栖性向社会性过渡的重要一步。不仅集中筑巢，大分舌蜂还有重新使用旧巢穴的习性。在我们所解剖的大分舌蜂的巢穴中包括了连续 3 个或更多世代的

虫室，并且2个连续世代的生活幼期还有一段时间共同使用1个巢穴。除了大分舌蜂，分舌蜂属多数种类的雌蜂都具有使用已有巢穴的主道，再重新挖掘自己的虫室道或延长废弃虫室道的习性(Torchio *et al*., 1988)。蜜蜂巢穴主道的重复使用是很普遍的，这样可以节约劳动支出，使雌性有更多的时间与精力用于采集蜂粮，繁育更多后代(Sakagami and Michener, 1962; Stephen *et al*., 1969)。这种种群集中、累代的筑巢行为，是否是社会性产生的一种原因与形式，还需要更确切的行为学研究与遗传学证据的辨伪。

BLAST结果证明该待定种是分舌蜂属物种，而不属目前已知盗寄生蜂或其他蜜蜂所在的类群。对序列的分析表明，待定名种 *Colletes* sp. 和大分舌蜂之间的遗传距离，大于大分舌蜂属3个定名物种间的平均遗传距离，小于大分舌蜂属2个定名物种间的最大遗传距离，可以在DNA序列水平断定该幼虫并非大分舌蜂的幼虫。另外，形态学上的数据也同样证明待定名幼虫虽然是分舌蜂属中的物种，但并不是大分舌蜂。因此，大分舌蜂可以与待定名分舌蜂共用同一片巢址。不同分舌蜂物种在同一区域集中筑巢的习性在其他文献中也有记录(Rajotte, 1979; Batra, 1980)。虽然大分舌蜂与待定分舌蜂在巢穴位置的选择上存在竞争关系，但未定名分舌蜂的羽化期要晚于大分舌蜂，因此二者对寄主植物不存在或存在较小的竞争。

3.3 结语

大分舌蜂是除地蜂外油茶最主要的传粉者(吴燕如, 1977; 徐环李等, 2009)。大分舌蜂体型巨大，全身遍布毛，其传粉效率很可能远远高于地蜂。研究大分舌蜂的巢穴生物学，对进一步研究大分舌蜂的行为学，对研究大分舌蜂和山茶科植物的协同进化，对油茶传粉生物学甚至油茶产业的发展，都有积极的作用和意义。

由于我们解剖的巢穴数量有限，不一定能全面反映出大分舌蜂的生殖策略与筑巢选择。在合适的时机和地点，我们将继续深入研究大分舌蜂营巢生物学和种群遗传学，为进一步研究重大经济作物油茶的传粉生物学打下基础。

致谢 中国科学院动物研究所史宏亮同学为本文拍摄了部分图片，赵金良和苏田娟同学提供了分子技术的支持。在此一并致谢！

参考文献(References)

Albans KR, Aplin RT, Brehcist J, Moore JF, O'Toole C, 1980. Dufour's gland and its role in secretion of nest cell lining in bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae). *J. Chem. Ecol*., 6: 549 – 564.

Almeida EAB, 2008. Colletidae nesting biology (Hymenoptera: Apoidea). *Apidologie*, 39: 16 – 29.

Batra SWT, 1980. Ecology, behavior, pheromones, parasites and management of the sympatric vernal bees *Colletes inaequalis*, *C. thoracicus* and *C. validus*. *J. Kans. Entomol. Soc*., 53: 509 – 538.

Batra SWT, Schuster JC, 1977. Nests of *Centris*, *Melissodes*, and *Colletes* in Guatemala (Hymenoptera: Apoidea). *Biotropica*, 9: 135 – 138.

Blair KG, 1920. *Bombylius minor* L. and some other parasites or inquilines of *Colletes daviesana* Sm. *Ent. Monthly Mag*., 56: 200 – 202.

Campbell BC, Steffen-Campbell JD, Werren JH, 1993. Phylogeny of the *Nasonia* species complex (Hymenoptera: Pteromalidae) inferred from an internal transcribed spacer (ITS2) and 28S rDNA sequences. *Insect Mol. Biol*., 2: 225 – 237.

Cane JH, 1981. Dufour's gland secretion in the cell linings of bees (Hymenoptera: Apoidea). *J. Chem. Ecol*., 7: 403 – 410.

Claude-Joseph F, 1926. Recherches biologiques sur les Hymenopteres du Chile (Melliferes). *Ann. Sci. Nat. Zool*., 9: 113 – 268.

Ding L, Huang DY, Zhang YZ, Huang HR, Li J, Zhu CD, 2007. Observation on the nesting biology of *Andrena camellia* Wu (Hymenoptera: Andrenidae). *Acta Entomol. Sin*., 50(10): 1077 – 1082. [丁亮，黄敦元，张彦周，黄海荣，李捷，朱朝东，2007. 油茶地蜂营巢生物学观察. 昆虫学报, 50(10): 1077 – 1082]

Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R, 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol*., 3: 294 – 297.

Grewal GS, Atwal AS, Kumar S, Kapil RP, 1970. Some observations on the nest architecture of *Colletes nursei* (Cam.) (Colletidae: Hymenoptera). *Indian J. Entomol*., 32: 184 – 186.

Hall TA, 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp. Ser*., 41: 95 – 98.

Hurd PD, Powell JA, 1958. Observations on the nesting habits of *Colletes stepheni* Timberlake. *Pan-Pac. Entomol*., 34: 147 – 153.

Kimura M, 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol*., 16: 111 – 120.

Kuhlmann L, 2009. Checklist of the Species of the Bee Genus *Colletes* LATR. http://www.nhm.ac.uk/resources-rx/files/colletes-species-numbers-35068.pdf (Updated July 29)

Liu H, Beckenbach AT, 1992. Evolution of the mitochondrial cytochrome oxidase II gene among 10 orders of insects. *Mol. Phylogenet. Evol*., 1: 41 – 52.

Matsuno S, Oda S, Murao R, Tadauchi O, 2009. Biological studies of *Colletes esakii* Hirashima in Kitakyushu City (Hymenoptera: Colletidae). *Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, 64: 7 – 18.

Mayet V, 1875. Moeurs it metamorphoses du Sitaris *Colletes*. *Annals Soc. Ent. Fr.*, 5: 63 – 80.

Michener CD, 1953. Problems in the development of social behavior and communication among insects. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 56: 1 – 15.

Michener CD, 2007. The Bees of the World. 2nd ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. 953 pp.

Michener CD, Lange RB, 1957. Observations on the ethology of some Brazilian colletid bees. *J. Kans. Entomol. Soc.*, 30: 72 – 80.

Michener CD, Lange RB, 1958. Distinctive type of primitive social behavior among bees. *Science*, 127: 1046 – 1047.

Michener CD, Lange RB, Bigarella JJ, Salamuni R, 1958. Factors influencing the distribution of bees' nests in earth banks. *Ecology*, 39: 207 – 217.

Noskiewicz J, 1936. Die Paläarktischen *Colletes*-Arten. Prace Naukowe Wydawnictwo Towarzystwa Naukowego we Lwowie. 532 pp.

Rajotte EG, 1979. Nesting, foraging and pheromone response of the bee *Colletes validus* Cresson and its association with lowbush blueberries. (Hymenoptera: Colletidae) (Ericaceae: *Vaccinium*). *J. Kans. Entomol. Soc.*, 52: 349 – 361.

Rooijakkers EF, Sommeijer MJ, 2009. Gender specific brood cells in the solitary bee *Colletes halophilus* (Hymenoptera; Colletidae). *J. Insect Behav.*, 22: 492 – 500.

Rozen JG, 1984. Nesting biology of diphaglossine bees (Hymenoptera: Colletidae). *Am. Mus. Novit.*, 2786: 1 – 33.

Rozen JG, Favreau MS, 1968. Biological notes on *Colletes compactus compactus* and its cuckoo bee, *Epeolus pusillus* (Hymenoptera: Colletidae and Anthophoridae). *J. N. Y. Ent. Soc.*, 76: 106 – 111.

Sakagami SF, Michener CD, 1962. The Nest Architecture of the Sweat Bees (Halictinae). University of Kansas Press, Lawrence. 135 pp.

Stephen WP, 1954. A revision of the bee genus *Colletes* in America North of Mexico (Hymenoptera, Colletidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 36: 149 – 527.

Stephen WP, Bohart GE, Torchio PF, 1969. The Biology and External Morphology of Bees. Oregon State University, Agricultural Experiment Station, Corvallis, OR. 140 pp.

Torchio PF, 1965. Observations on the biology of *Colletes ciliatoides* (Hymenoptera: Apoidea, Colletidae). *J. Kans. Entomol. Soc.*, 38: 182 – 187.

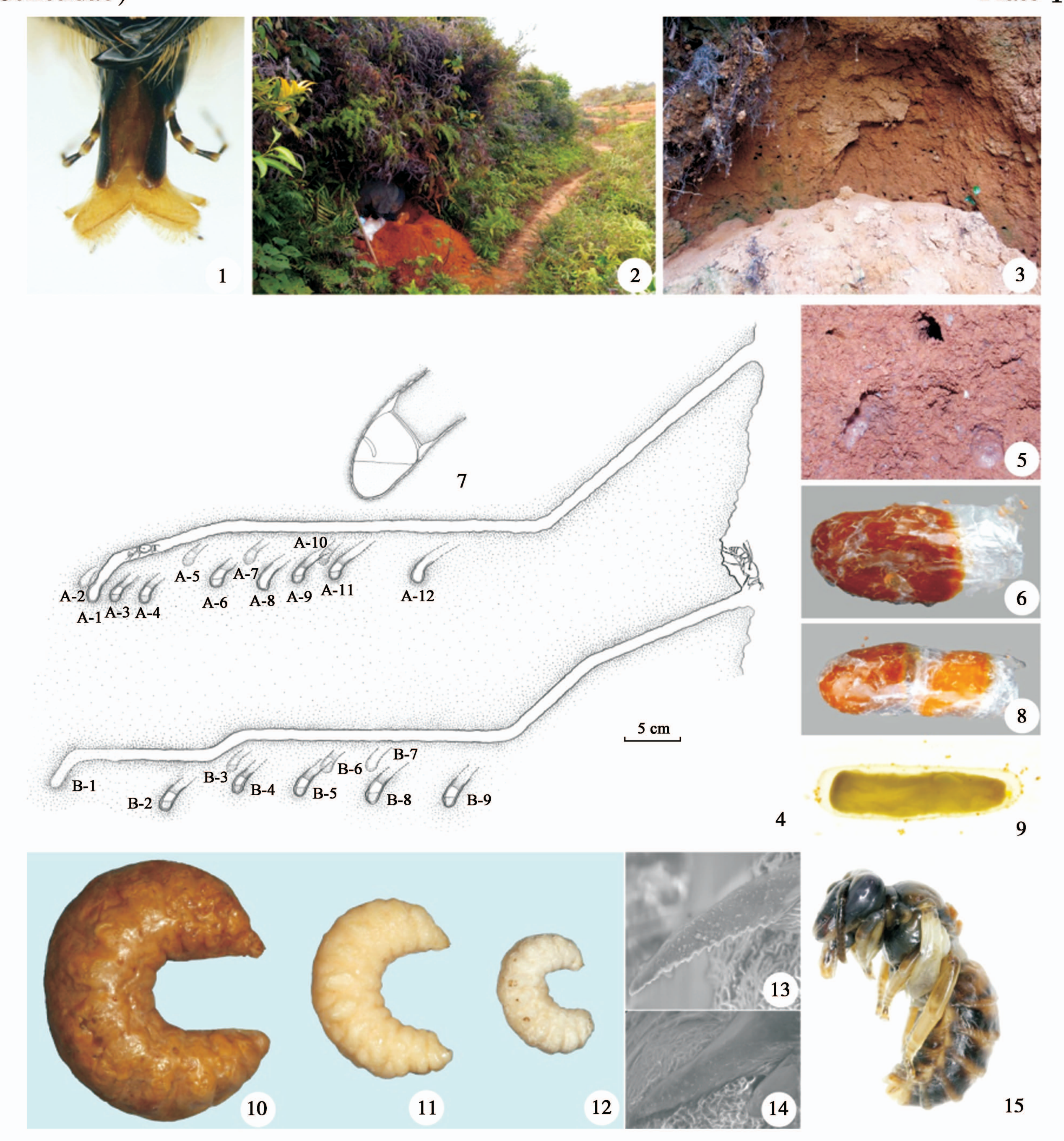
Torchio PF, Trostle GE, Burdick DJ, 1988. The nesting biology of *Colletes kincaidii* Cockerell (Hymenoptera: Colletidae) and development of its immature forms. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 81: 605 – 625.

Wu YR, 1965. Economic Insects of China. No. 9, Hymenoptera: Apoidea. Science Press, Beijing. 83 pp. [吴燕如, 1965. 中国经济昆虫志, 第九册, 膜翅目: 蜜蜂总科. 北京: 科学出版社. 83 页]

Wu YR, 1977. The pollinating bees on *Camellia oleifera* with descriptions of 4 new species of the genus *Andrena*. *Acta Entomol. Sin.*, 20(2): 199 – 204. [吴燕如, 1977. 油茶传粉蜜蜂的鉴别及地蜂属四个新种. 昆虫学报, 20(2): 199 – 204]

Xu HL, Yang JW, Sun JR, 2009. Current status on the study of wild bee-pollinators and conservation strategies in China. *Acta Phytophylacica Sinica*, 36(4): 371 – 376. [徐环李, 杨俊伟, 孙洁茹, 2009. 我国野生传粉蜂的研究现状与保护策略. 植物保护学报, 36(4): 371 – 376]

（责任编辑：袁德成）



1：大分舌蜂的舌 The glossa of *Colletes gigas*；2：巢址环境 The circumstance around the nest site；3：巢群入口 The entrance of a swarm-nest；4：巢穴结构复原图 Reconstructed architecture of two nests；5：巢穴纵切面观 The longitudinal section of two cells and main burrows；6：大分舌蜂的虫室 The cell structure of *C. gigas*；7：大分舌蜂虫室结构示意图 Sketch map of the cell of *C. gigas*；8：待定分舌蜂虫室 Cells of an undetermined species *Colletes* sp.；9：大分舌蜂的卵 The egg of *C. gigas*；10：大分舌蜂雌性幼虫 Female larva of *C. gigas*；11：大分舌蜂雄性幼虫 Male larva of *C. gigas*；12：待定分舌蜂幼虫 Larva of *Colletes* sp.；13：大分舌蜂幼虫上颚 The mandible of *C. gigas* larva；14：待定分舌蜂幼虫上颚 The mandible of *Colletes* sp. larva；15：大分舌蜂的蛹 The pupa of *C. gigas*.